

Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*)

Von U. SCHMIDT, G. JOERMANN und CHRISTEL SCHMIDT

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 30. 12. 1981

Abstract

Structure and variability of the isolation calls of juvenile vampire bats (Desmodus rotundus)

Studied were the isolation calls of 15 juvenile vampire bats (*Desmodus rotundus murinus*). These calls consist of distinct units (1–14) and are emitted in series. The frequency of the fundamental of the harmonic units ranges from 5 to 30 kHz. According to the frequency modulation pattern, most of the units belong to two types, but individual variations are found. The calls of the different juveniles show varied characteristics (number of units/call; type of units used; graduation of frequency; frequency range); the typical pattern remains stable throughout ontogenetic development. The significance of individual distinctions of the isolation calls in *Desmodus* is discussed.

Einleitung

Das Zusammenfinden von Mutter und Jungtier wird bei allen bisher untersuchten Fledermausarten durch soziale Laute (Verlassenheitslaute, Isolationslaute, Stimmföhlungs-laute) der Jungen erleichtert (z. B. GOULD 1975, 1979). Aus diesen Verlassenheitslauten entwickeln sich bei einigen Spezies die Orientierungslaute (MÖHRES 1953; KONSTANTINOV 1973, MATSUMURA 1979), manchmal bleiben sie als spezielle Soziallaute über längere Zeit erhalten (BROWN 1976; HÄUSSLER et al. 1981).

Bei der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*, sind die Jungtiere besonders lange von ihren Müttern abhängig. Vom 4. Lebensmonat an begleiten sie ihre Mütter zwar auf der Futtersuche, können sich jedoch erst mit ca. 10 Monaten selbständig ernähren (SCHMIDT und MANSKE 1973; SCHMIDT et al. 1980). Bis zu diesem Zeitpunkt stoßen sie bei Trennung von der Mutter Verlassenheitslaute aus (SCHMIDT 1972), die sehr intensiv und auf weite Entfernungen hörbar sind. Es wird vermutet, daß die Mutter ihr eigenes Junges anhand dieser Laute erkennt. Diese Untersuchung sollte klären, ob die Variabilität der Verlassenheitslaute verschiedener Jungtiere und die Konstanz bei einem Individuum groß genug sind, ein persönliches Erkennen zu ermöglichen.

Material und Methode

Für die Lautaufnahmen standen 15 *Desmodus rotundus murinus* verschiedenen Alters zur Verfügung. 10 der Jungtiere wurden in Mexiko untersucht (2 *Desmodus* in einer Höhle, H1 + 2; 8 am Abend des Fangtages in der Station „Las Margaritas“, M1 – 8); 5 im Zoologischen Institut der Universität Bonn geborene Jungtiere wurden für genauere Analysen herangezogen. Das Alter der im Freiland gefangenen Fledermäuse wurde anhand der Unterarmlänge und der Zahnentwicklung geschätzt (s. Tab.).

Die Jungtiere wurden bei den Aufnahmen in kleinen Käfigen isoliert gehalten; ihre Mutter oder ein anderes adultes Weibchen befand sich ca. 3 m entfernt in einem zweiten Käfig. Bei jedem Jungtier wurden 20–30 Minuten lang alle sozialen Laute registriert, für die Auswertung jedoch nur die Verlassenheitslaute verwendet (der Erkennungslaut trat in dieser Versuchssituation nur selten auf).

Tabelle

Maße und Alter der untersuchten Jungtiere

Tier	Unterarmlänge (mm)	Alter (Tage)
H1 ♂	46,5	40-50
H2 ♂	51,2	50-70
M1 ♀	46,3	40-50
M2 ♂	45,0	40-50
M3 ♀	54,6	70-90
M4 ♂	32,8	20
M5 ♂	56,4	80-120
M6 ♂	54,6	70-90
M7 ♀	48,1	45-60
M8 ♂	49,5	45-65
L1 ♀	-	21
L2 ♂	34,6 / 38,6 / -	(I) 20 / (II) 33 / (III) 110
L3 ♂	38,4 / 37,2 / 53,6	(I) 22 / (II) 47 / (III) 82
L4 ♀	26,3 / 27,7 / 29,8	(I) 1 / (II) 8 / (III) 14
L5 ♂	30,8 / 31,4	(IV) 22 / (V) 29 monatl. (1.-9. Monat)

Die Aufnahmen erfolgten mit einem Kondensatormikrofon (Sennheiser MKH 415) auf ein „Uher-Report“-Tonbandgerät (Laufgeschwindigkeit 19 cm/s) oder, zur Analyse der hohen Frequenzanteile, mit Ultraschallmikrofon (B & K 4135 mit Vorverstärker B & K 2618) und Hochfrequenzbandgerät (Lennartz 6000/800). Die Auswertung wurde an Speicheroszillograph (Tektronix 5113), Sonograph (Kay-Electric 7029) und Frequenzspektrograph (Nicolet UA 500 A) vorgenommen.

Ergebnisse

Allgemeine Charakterisierung der Verlassenheitslaute

Die Verlassenheitslaute juveniler *Desmodus* sind aus distinkten Einzelementen aufgebaut und werden in Serien abgegeben. Eine solche Serie besteht je nach Erregungszustand des Jungtieres aus 2 bis 30 Lauten mit Intervallen von 35 bis 115 ms. Die Laute weisen max. 4 Harmonische auf; der Grundton liegt im Frequenzbereich zwischen 5 und 30 kHz und enthält stets die Hauptenergie des Lautes. Da die bei den Freilanduntersuchungen benutzte Registrierapparatur nur Frequenzen bis zu 30 kHz aufnahm, konnte das Spektrum der Obertöne nicht bei allen Tieren analysiert werden. Der hohe Frequenzanteil besitzt jedoch kaum eine funktionelle Bedeutung, da eine Kommunikation über größere Entfernungen auf relativ niedrige Frequenzen beschränkt ist; bei der Schallausbreitung werden hohe Frequenzen sehr stark gedämpft.

Die Anzahl der Elemente pro Laut schwankt zwischen 1 und max. 14 (mehr als 10 Elemente/Laut traten jedoch nur in weniger als 1 % der Fälle auf); die Lautdauer ist entsprechend variabel (min. 12 ms bei 1 Element/Laut bis ca. 180 ms bei 10 Elementen/Laut). Die 1-Element-Laute treten vorwiegend am Anfang einer Serie auf, das verwendete Element ist immer relativ lang. Die Mehrzahl der Elemente lassen sich 2 Grundtypen zuordnen: Im einfachsten Fall handelt es sich um einen abwärts modulierten „sweep“ (Abb. 1: 2.-5. Element), beim 2. Grundtyp folgt auf die Abwärts- eine Aufwärtsmodulation (z. B. Abb. 2: 1. Element des 2. Lautes). Dieser Aufwärts-sweep kann sich abrupt dem Abwärts-sweep anschließen, der Übergang kann aber auch allmählich erfolgen (Abb. 1: 1. Element), oder es tritt eine Pause zwischen beiden Frequenzanteilen auf (Abb. 6b: 3. Element). Außer diesen Grundtypen können individuelle Varianten gebildet werden (z. B. Abb. 2: 4. Element des 5. Lautes). Die Dauer eines Elementes variiert zwischen 3 ms

Abb. 1. Sonagramm eines Verlassenslautes mit 5 Elementen (L3/I). Ordinate: Frequenz (kHz), Abszisse: Zeit (ms)

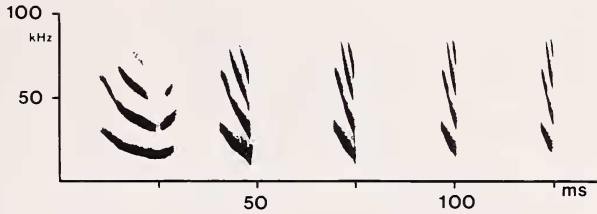
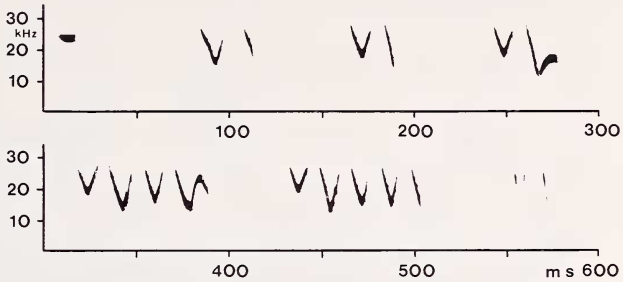


Abb. 2. Serie von Verlassenslauten (H1). Ordinate: Frequenz (kHz), Abszisse: Zeit (ms)



(steiler Abwärts-sweep) und 20 ms (Grundtyp 2 mit langsamer Modulation); die Intervalle zwischen den Elementen sind 7 bis 20 ms lang. Ein Laut kann aus verschiedenen Element-Typen aufgebaut sein.

Individuelle Konstanz der Laute

Eine wichtige Voraussetzung dafür, daß die Mutter ihr eigenes Junges an den Verlassenslauten erkennen kann, ist, daß die Laute jedes Jungtiers typische Merkmale aufweisen, die sich über längere Zeit nicht verändern. Bei den im Labor geborenen *Desmodus* (L2-L5) konnte untersucht werden, inwieweit Veränderungen im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung auftreten.

Bei allen 4 Tieren zeigte sich eine ausgeprägte Konstanz. Nicht nur, daß stets die gleichen Elemente zum Lautaufbau verwandt wurden, sondern auch individuelle Charakteristika blieben über größere Zeiträume erhalten. Abb. 3 zeigt z. B., daß bei L4 am 1. Lebenstag ein 7-Elemente-Laut genauso aufgebaut ist wie am 29. Tag. Selbst der Frequenzbereich hat sich während dieses Monats nur unwesentlich verschoben. Der einzige Unterschied liegt darin, daß der am 1. Tag registrierte Laut um ca. 20 % länger ist. Auch die Anzahl der pro Laut auftretenden Elemente bleibt über die jeweilige Untersuchungszeit konstant. Das Jungtier L4 besitzt meist 5 bis 8 Elemente/Laut (Abb. 4a), bei L2 sind fast ausschließlich 1- und 2-Elemente-Laute zu registrieren (22. Tag: 88 %; 47. Tag: 90 %; 82. Tag: 98 %), und bei L5 dominieren die 2er- und 3er-Laute (Abb. 4b).

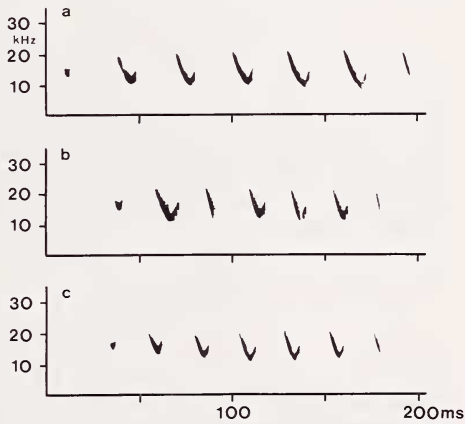


Abb. 3. 7er-Laut von L4 am 1. Lebenstag (a), 13. Tag (b) und 29. Tag (c)

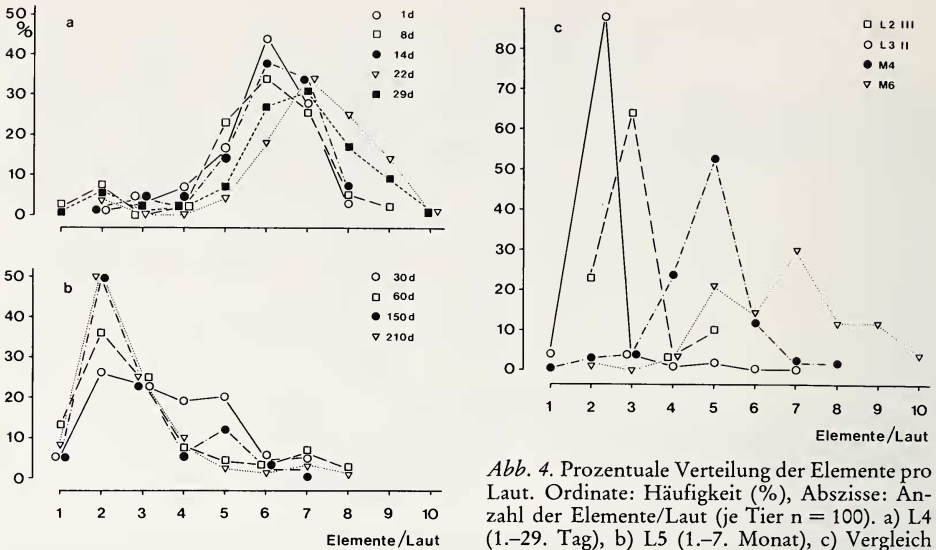


Abb. 4. Prozentuale Verteilung der Elemente pro Laut. Ordinate: Häufigkeit (%), Abszisse: Anzahl der Elemente/Laut (je Tier $n = 100$). a) L4 (1.-29. Tag), b) L5 (1.-7. Monat), c) Vergleich von 4 Tieren

Unterschiede zwischen den Jungtieren

Am auffälligsten unterscheiden sich die Verlassenheitslaute in der Anzahl der Elemente pro Laut (Abb. 4). Bei einigen *Desmodus* ist diese Anzahl sehr konstant: So verwendet z. B. L3 fast ausschließlich Doppellaute, M5 in über 90 % 5er-Laute. Andere Individuen besitzen ein breites Spektrum: z. B. M1 bildet je ca. 15 % der Laute aus 3, 4, 5, 6 und 7 Elementen, M8 in etwa gleichem Verhältnis aus 5 bis 10 Elementen.

Auch die Verwendung von Element-Typen weist individuelle Charakteristika auf. In den meisten Fällen sind beide Grundtypen vertreten, jedoch in sehr unterschiedlicher Ausprägung und Häufigkeit. Bei M5 konnten nur Abwärts-sweeps registriert werden, bei M6 war die Aufwärtskomponente meist nur angedeutet. Im Gegensatz dazu waren bei M1 und L1 beide Typen etwa gleich häufig vertreten, während bei L2 und L4 Typ 2 weitaus dominierte. Die Modulationsrate und der Frequenzumfang der 2. Komponente weisen bei den einzelnen Tieren beträchtliche Unterschiede auf. Dazu kommen Individuen, die sehr spezifische Elementvariationen ausgebildet hatten (M2, M3), so daß jedes Jungtier anhand des Sonagrammes eindeutig zu identifizieren ist. In Abb. 5 sind charakteristische 4er-Laute von 6 Jungtieren gegenübergestellt.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal bietet die Kadenz der Elemente. Im einfachsten Fall liegen die Frequenzen aller Elemente eines Lautes im gleichen Bereich. Häufig ist jedoch eine typische Frequenzabstufung der einzelnen Elemente feststellbar (Abb. 6). Einige Tiere weisen unterschiedliche Laute auf; so sind z. B. bei M8 einfache Laute, die aus Typ-1-Elementen aufgebaut sind, gemischt mit Lauten, bei denen jeweils Typ-1- und Typ-2-Elemente abwechseln. Die Typ-1-Elemente fallen dabei auf 9-11 kHz, die Typ-2-Elemente nur auf 16-18 kHz.

Auf den Sonagrammen läßt sich schon erkennen, daß die Laute z. T. beträchtliche Frequenzunterschiede aufweisen. Für jedes Tier läßt sich ein Frequenzbereich festlegen, der z. T. gegen andere Individuen statistisch absicherbar ist. In Abb. 7 unterscheiden sich z. B. die untersten Frequenzen des 1. Elementes eines 7er-Lautes von M6 und M8 um ca. 7 kHz. Der Frequenzabstand verändert sich zwar entsprechend der individuellen Kadenz im Verlauf des Lautes, M6 bleibt jedoch stets niederfrequenter als M8. Der Frequenzbereich ist vom Alter unabhängig. Sowohl unter den sehr jungen, als auch unter den älteren Tieren

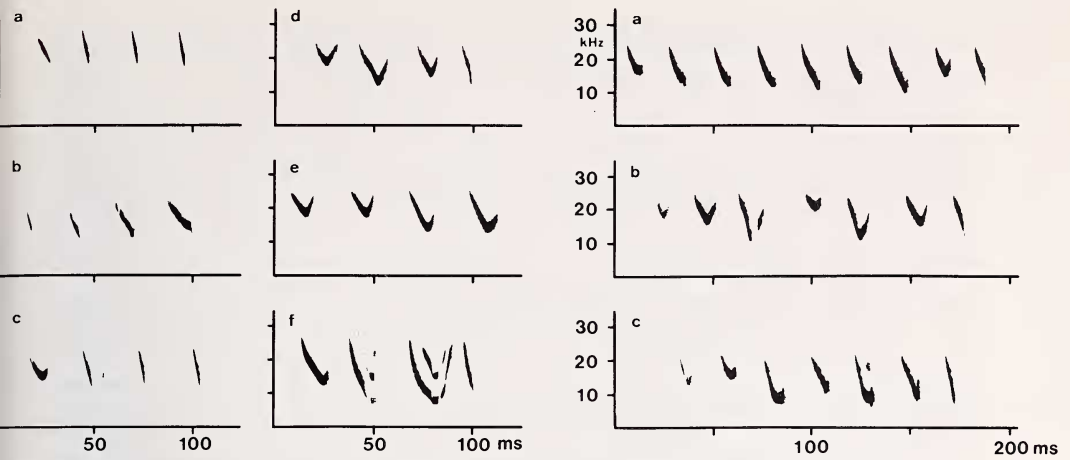


Abb. 5 (links). Vergleich der 4er-Laute von 6 Jungtieren. a) H2, b) M8, c) M4, d) M1, e) M7, f) M2. –
 Abb. 6 (rechts). Vergleich langer Laute von M8 (a), M3 (b) und M4 (c). Die Laute unterscheiden sich in
 den Element-Typen und im Frequenzmuster

fanden sich Individuen, bei denen die Elemente unter 10 kHz abfielen, zum anderen waren relativ hochfrequente Jugendlaute bei verschiedenen Altersstufen feststellbar.

Nimmt man alle Unterscheidungsmerkmale zusammen – Anzahl der Elemente pro Laut, Elementtypen, Kadenz, Frequenzbereich – so besitzt jedes Jungtier ein charakteristisches Lautmuster, das sich von dem aller untersuchten *Desmodus* unterscheidet. Die Unterschiede sind so groß, daß die Experimentatoren beim langsamen Abspielen der Tonbänder ohne Schwierigkeiten die Verlassenheitslaute den einzelnen Individuen zuordnen konnten.

Diskussion

In vielen Publikationen werden zwar die Verlassenheitslaute bei den unterschiedlichsten Fledermausspezies erwähnt und z. T. auch analysiert, jedoch nur wenige Untersuchungen geben Hinweise auf die ontogenetische Entwicklung und die Individualität dieser Laute. Sowohl die Konstanz der Verlassenheitslaute über eine längere Zeit als auch spezifische Lautcharakteristika sind eine Voraussetzung dafür, daß eine Mutter ihr Jungtier akustisch erkennen kann.

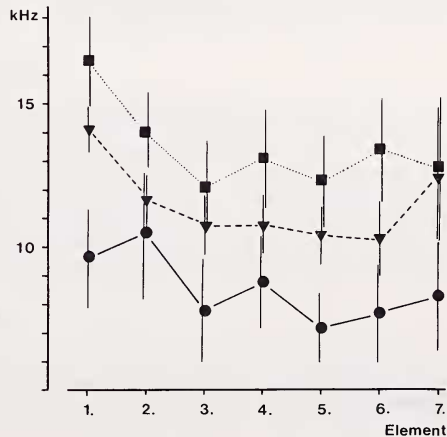


Abb. 7. Untere Frequenzgrenzen der Elemente von 7er-Lauten bei M6 (●), M8 (■) und L4 (▼). Mittelwerte und Standardabweichung aus je 20 Lauten

In dieser Hinsicht unterscheiden sich die einzelnen Chiropterenpezies sehr deutlich. Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei *Rhinolophus ferrumequinum* (MATSUMURA 1979) und *Myotis oxygnathus* (KONSTANTINOV 1973). Bei beiden Arten sind die Verlassenheitslaute wenig strukturiert und wandeln sich im Verlauf von 4 resp. 7 Wochen in die Ortungslaute um. Die sukzessive Veränderung und die geringe Variationsmöglichkeit machen es unwahrscheinlich, daß diese Laute für ein individuelles Erkennen geeignet sind. Für das Auffinden des eigenen Jungtieres müssen olfaktorische Einflüsse maßgebend sein (KULZER 1962; KOLB 1977). Bei *Myotis myotis* scheinen verschiedene Lauttypen vorzukommen (KOLB 1981). Sehr viel variationsreichere Verlassenheitslaute besitzen *Molossus molossus* (HÄUSSLER et al., 1981) und *Antrozous pallidus* (BROWN 1976). Sie lassen sich bei beiden Spezies ca. 2 Monate lang registrieren. *Antrozous* ist die einzige Fledermausart, bei der individuelle Unterschiede der Verlassenheitslaute nachgewiesen wurden. Diese Laute, die wie bei *Desmodus* in Serien abgegeben werden, besitzen eine wellenförmige Frequenzmodulation, ein Parameter, der eine vielfältige Variation ermöglicht. Dieses Modulationsmuster bleibt im Verlauf der Ontogenie erhalten, obwohl sich der Frequenzbereich langsam verschiebt, und auch die Laute kürzer werden. Noch viel konstanter als bei *Antrozous* ist das individuelle Lautmuster bei *Desmodus*, außerdem bleiben bei den Vampiren die Verlassenheitslaute bis zum 10. Lebensmonat erhalten. Zum anderen weisen diese Laute, bedingt durch ihren komplizierteren Aufbau, weit mehr Variationsmöglichkeiten auf, so daß jedes Jungtier eindeutig akustisch identifizierbar ist.

Die Ausbildung individueller Laute scheint mit einer verlängerten Laktationsphase korreliert zu sein. Während bei *Rhinolophus* und *Myotis* (*M. velifer*, BROWN 1976; *Myotis lucifugus*, BARCLAY et al. 1979) die Umstellung von der Milch- auf die Insektennahrung sehr schnell erfolgt, wird *Antrozous* bis zum 55. Lebenstag gesäugt, obwohl die Jungtiere bereits mit 30 Tagen Insekten fressen. Ungewöhnlich langsam verläuft die Nahrungsumstellung bei *Desmodus* (SCHMIDT et al. 1980). Schon im ersten Lebensmonat wird das Jungtier mit geringen Mengen Blut gefüttert; mit ca. 4 Monaten begleitet es die Mutter auf der Nahrungssuche, nimmt jedoch nur langsam zunehmende Quantitäten Blut auf. Erst mit ca. 10 Monaten ist *Desmodus* selbständig, bis zu diesem Alter müssen die Jungtiere gesäugt werden. Das gemeinsame Ausfliegen von Mutter und Jungtier erfordert ein effektives Kommunikationssystem, das über große Entfernungen wirksam ist. Auch müssen die Individuen eindeutig identifizierbar sein, da in der gleichen Region oft viele Vampire leben. Die Verlassenheitslaute von *Desmodus* erfüllen alle geforderten Voraussetzungen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER danken wir für die Überlassung der Analysegeräte, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Die Verlassenheitslaute von 15 juvenilen Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus murinus*) wurden analysiert. Diese Sozillaute sind aus unterschiedlich vielen Einzelelementen (max. 14) zusammengesetzt und werden in Serien abgegeben. Die Elemente sind harmonisch aufgebaut mit einem intensiven Grundton im Bereich von 5–30 kHz; es lassen sich 2 Grundtypen unterscheiden, außerdem kommen individuelle Variationen vor. Die Laute der einzelnen Tiere weisen charakteristische Unterschiede auf (Anzahl der Elemente/Laut; Elementtypen; Frequenzabstufung der Einzelelemente; Frequenzbereich). Die für ein Jungtier typischen Merkmale bleiben im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung erhalten. Die Bedeutung solcher individualspezifischen Verlassenheitslaute wird diskutiert.

Literatur

- BARCLAY, R. M. R.; FENTON, M. B.; THOMAS, D. W. (1979): Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. II. Vocal communication. Behav. Ecol. Sociobiol. 6, 137–146.
 BROWN, P. (1976): Vocal communication in the pallid bat, *Antrozous pallidus*. Z. Tierpsychol. 41, 34–54.

- GOULD, E. (1975): Neonatal vocalizations in bats of eight genera. *J. Mammalogy* **56**, 15–29.
- (1979): Neonatal vocalizations of ten species of Malaysian bats (Megachiroptera and Microchiroptera). *Amer. Zool.* **19**, 481–491.
- HÄUSSLER, U.; MÖLLER, E.; SCHMIDT, U. (1981): Zur Haltung und Jugendentwicklung von *Molossus molossus* (Chiroptera). *Z. Säugetierkunde* **46**, 337–351.
- KOLB, A. (1977): Wie erkennen sich Mutter und Jungtier des Mausohrs, *Myotis myotis*, bei der Rückkehr vom Jagdflug wieder? *Z. Tierpsychol.* **44**, 423–431.
- (1981): Entwicklung und Funktion der Ultraschalllaute bei den Jungen von *Myotis myotis* und Wiedererkennung von Mutter und Jungen. *Z. Säugetierkunde* **46**, 12–19.
- KONSTANTINOV, A. J. (1973): Development of echolocation in bats in postnatal ontogenesis. *Period. biol.* **75**, 13–19.
- KULZER, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). *Säugetierkundl. Mitt.* **10**, 116–124.
- MATSUMURA, S. (1979): Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferumequinum nippon*): Development of vocalization. *J. Mammalogy* **60**, 76–84.
- MÖHRES, F. P. (1953): Jugendentwicklung des Orientierungsverhaltens bei Fledermäusen. *Die Naturwissenschaften* **40**, 298–299.
- SCHMIDT, C.; SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1980): Observations of the behavior of orphaned juveniles in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Proc. 5th Int. Bat Res. Conf. Ed. by D. E. WILSON, A. L. GARDNER. Texas Tech Press, Lubbock.* pp. 105–111.
- SCHMIDT, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) und ihrer Mütter. *Bonn. zool. Beitr.* **23**, 310–316.
- MANSKE, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierkunde* **38**, 14–33.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. UWE SCHMIDT, GERHARD JOERMANN, Dr. CHRISTEL SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Analyse des Explorationsverhaltens verschiedener Stämme und Generationen der Hausmaus *Mus musculus domesticus* Ruddy

I. Methodik, Datenzuordnung und Einflüsse des sozialen Umfeldes

Von M. W. SCHÄFER

Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 5. 11. 1981

Abstract

Analysis of exploratory behaviour in different strains and generations of the house mouse (Mus musculus domesticus Ruddy). I. Methods, grouping of data, and social effects

Analyzed were different strategies of exploratory behaviour in white laboratory mice of the NMRI-strain and "wild" (grey) *Mus musculus* of the fifth to seventh generation born in laboratory under similar conditions. Individuals of these two strains were crossed to (grey) F₁-hybrids, the distribution of the sexes in the parental generations combined white females with grey males as well as vice versa. Further crossings of F₁-hybrids resulted in white (25 %) and grey (75 %) descendents of the F₂-generation.

To control possible social effects single young animals (1 to 5 days old) of one strain were introduced to breeding parents of the other stock.

As the experimental environment the white bottom of a large plastic box served as an "open-field" with a plastic cup fixed in the centre of the field as the only threedimensional structure. To start the observation an animal was placed in a corner of the open-field and the responses like sitting, running, jumping, exploring or hiding from view inside the cup were recorded every second for 30 minutes.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4703-0149 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde **47** (1982) 149–162

© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7